Труды Зоологического института РАН
Том 320, № 3, 2016, с. 357–366



УДК [594.124:577.115] : [556.114.44+574.632]

СОВМЕСТНОЕ ВЛИЯНИЕ НЕФТИ И ПОНИЖЕННОЙ СОЛЕНОСТИ МОРСКОЙ ВОДЫ НА ЛИПИДНЫЙ СОСТАВ ГЕПАТОПАНКРЕАСА БЕЛОМОРСКИХ МИДИЙ *MYTILUS EDULIS*

Н.Н. Фокина*, И.Н. Бахмет и Н.Н. Немова

Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, ул. Пушкинская 11, 185910 Петрозаводск, Россия; e-mail: fokinann@gmail.com

РЕЗЮМЕ

Характер ответной реакции организма на действие загрязняющих веществ определяется влиянием различных абиотических и биотических факторов окружающей среды, которые могут оказывать синергичный или антагонистический эффект на процессы биодеградации, накопления, распространения и выведения ксенобиотиков из организма. Известно, что липофильные органические загрязняющие вещества, в том числе нефтяные углеводороды, могут накапливаться в богатых липидами тканях морских животных, при этом вызывая изменения в процессах синтеза и транспорта фосфолипидов и триацилглицеринов, а также в физико-химическом состоянии биологических мембран. В условиях аквариального эксперимента было изучено совместное влияние нефти и пониженной солености морской воды на липидный состав гепатопанкреаса беломорских мидий *Mytilus edulis* L. Воздействие пониженной солености морской воды (15‰) отразилось на спектре липидов гепатопанкреаса мидий, что свидетельствует о высоких энергетических затратах, направленных на акклимацию моллюсков к новым условиям среды. Однако характер ответной реакции липидного состава на действие нефти практически не зависел от окружающей солености, а определялся, главным образом, продолжительностью ее воздействия и концентрацией в воде. Значительное повышение соотношения холестерин/фосфолипиды в гепатопанкреасе мидий, отмеченное на 3 сутки экспериментального воздействия нефти, и последующее восстановление его исходного уровня, вероятно, свидетельствует о развитии компенсаторных защитных механизмов, обеспечивающих низкую проницаемость клеточных мембран гепатопанкреаса в условиях загрязнения. Обнаружено, что ведущим фактором, способствующим развитию компенсаторных модификаций спектра липидов гепатопанкреаса мидий, является воздействие нефти, преимущественно в высоких концентрациях. Компенсаторный эффект на уровне липидного состава мидий имеет, по-видимому, адаптивный характер и свидетельствует о развитии приспособительной реакции у мидий в ответ на действие нефти в различных концентрациях как при нормальной (25‰), так и при пониженной (15‰) солености морской воды.

Ключевые слова: гепатопанкреас, мидии *Mytilus edulis*, нефть, соленость, триацилглицерины, фосфолипиды, холестерин

COOPERATIVE EFFECT OF CRUDE OIL AND LOW SALINITY ON THE DIGESTIVE GLANDS LIPID COMPOSITION OF THE WHITE SEA BLUE MUSSELS *MYTILUS EDULIS*

N.N. Fokina*, I.N. Bakhmet and N.N. Nemova

Institute of Biology, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Pushkinskaja st. 11, 185910 Petrozavodsk, Russia; e-mail: fokinann@gmail.com

ABSTRACT

The response of the organism to the pollutant impact is influenced by a variety of abiotic and biotic environmental factors that may have a synergistic or antagonistic effect on the biodegradation, accumulation, distribution and

**Автор-корреспондент/ Corresponding author*

elimination of the xenobiotics. It is known that lipophilic organic contaminants including oil hydrocarbons can be accumulated in lipid-rich tissues of marine animals, thus causing changes in biosynthesis and transport of phospholipids and triacylglycerols, as well as in the physical state of biological membranes. The cooperative effect of crude oil and low salinity on digestive gland lipid composition of the White Sea blue mussels *Mytilus edulis* L. was studied in aquarium experiment. Low salinity (15‰) impact reflects on the lipid composition indicating high energy costs directed to acclimation of the mussels to new environmental conditions. However, the response of the lipid composition on the crude oil effect is almost not dependent on the ambient salinity, and is mainly determined by exposure duration to crude oil and its dose in aquarium water. On the third experimental day a significant increase in the cholesterol/phospholipids ratio and the subsequent its recovery to initial level possibly indicate the development of the protective compensatory mechanisms to provide low permeability of cell membranes in digestive glands under crude oil pollution. It was observed that the leading factor contributing the lipid composition modifications in blue mussel digestive glands is crude oil effect, mainly in its higher concentrations.

Key words: digestive glands, blue mussels *Mytilus edulis*, crude oil, salinity, triacylglycerols, phospholipids, cholesterol

ВВЕДЕНИЕ

К серьезным последствиям воздействия нефти на живые организмы относят их гибель, нарушение личиночного развития, изменения в потреблении кислорода, питании, росте, а также общее снижение жизнеспособности популяции (Lavado et al., 2006; Lima et al., 2007; Baussant et al., 2009; Hannam et al., 2010; Baussant et al., 2011). Характер таких последствий определяется влиянием различных абиотических и биотических факторов окружающей среды, которые могут оказывать синергичный или антагонистический эффект на процессы биодеградации, накопления, распространения и выведения ксенобиотиков из организма. Так, обитатели литорали и эстуариев, наряду с антропогенной нагрузкой, испытывают частые воздействия различных абиотических факторов среды обитания, в том числе пониженной солености морской воды. Ранее было показано, что пониженная соленость влияет на такие физиологические и биохимические процессы двустворчатых моллюсков, как дыхание, сердечная активность, иммунная защита, метаболизм белков, липидов и другие (Berger, Kharazova, 1997; Bakhmet et al., 2005; Berger, 2005; Garnaire et al., 2006; Bussell et al., 2008; Lysenko et al., 2012; Nemova et al., 2013; Фокина и др. [Fokina et al.] 2013). В результате значительно меняется чувствительность организма к воздействию загрязняющих веществ (Tedengren and Kautsky, 1986; Tedengren et al., 1988; Lehtonen et al., 2006; Bussell et al., 2008).

Известно, что клеточная мембрана относится к числу структур, которые в первую очередь подвергаются воздействию негативных факторов внешней среды. Модификации состава мембранных липидов (фосфолипиды и холестерин) играют важную роль в адаптации организма. В тоже время альтерации на уровне запасных липидных фракций (в том числе триацилглицеринов и эфиров холестерина) могут свидетельствовать не только об адаптациях энергетического обмена, но и о метаболических перестройках между резервными и структурными липидными фракциями при воздействии различных факторов среды. Показано, что воздействие нефтяных углеводородов отражается на синтезе и транспорте фосфолипидов и триацилглицеринов (Dzogbefia et al., 1978; Kato et al., 1982), и приводит к значительным последствиям на уровне структуры и функции мембран (Capuzzo, Leavitt, 1988).

Для выявления возможного модулирующего эффекта солености на нефтяное загрязнение окружающей среды было изучено совместное влияние нефти и пониженной солености морской воды на липидный состав гепатопанкреаса беломорских мидий *Mytilus edulis* L.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Эксперимент по изучению влияния нефти в различных концентрациях в условиях нормальной и пониженной солености морской воды был проведен в сентябре–октябре 2013 г. на Беломорской биологической станции им. О.А. Скарлато

Зоологического института РАН «Картеш». Мидий *Mytilus edulis* L. (1758) для эксперимента собирали в бухте Круглая (губа Чупа, Кандалакшский залив Белого моря) с установок для культивирования моллюсков (глубина 2 м) при температуре воды 8 °С. Моллюсков (длина раковины 60.2±2.9 мм) содержали в аквариумах из оргстекла (20 л) с аэрируемой морской водой (25 моллюсков в каждом аквариуме). Перед началом эксперимента животных разделили на две группы, которые в течение 10 суток акклимировали к лабораторным условиям: первую – к морской воде соленостью 25‰; вторую – к солености 15‰ при постоянном освещении и температуре 10 °С. Воду с пониженной соленостью (15‰) готовили, разбавляя природную морскую воду дистиллированной водой. Ежесуточно проводили частичную смену воды.

В качестве образца нефти была использована сургутская нефть. Для избегания ее расслоения 100 мл нефти разбавляли в 900 мл морской воды и взбалтывали в течение 10 мин. В шесть аквариумов, наполненных гравием, добавляли полученную смесь из расчета 1, 5 и 50 мл нефти на каждый аквариум. Затем добавляли морскую воду соленостью 25‰ в три аквариума и морскую воду соленостью 15‰ в остальные три аквариума. Таким образом получали 3 расчетные концентрации нефтепродуктов – 0.05; 0.25 и 2.5 мл/л (0.02, 0.09 и 0.85 мг/л) при нормальной и пониженной солености. Через сутки по 10 л воды из каждого аквариума, содержащих нефть, добавили в аквариумы с экспериментальными животными. После чего в аквариумы с гравием добавляли чистую морскую воду, имитируя, таким образом, приливную волну. Данную операцию повторяли ежесуточно в течение всего эксперимента. Пробы мягких тканей моллюсков брали за сутки до начала добавления нефти (контроль) и далее через 1, 3 и 10 суток после добавления нефти.

По истечении времени экспозиции эксперимента гепатопанкреас мидий (по 5 экз. из каждого аквариума) фиксировали в 96% этаноле для проведения дальнейшего биохимического анализа. Экстракцию липидов из тканей мидий проводили по методу Folch et al. (1957). Количественное содержание общих фосфолипидов, триацилглицеринов и эфиров холестерина определяли гидроксаматным методом (Сидоров и др. [Sidorov et al.] 1972), холестерин – по методу Engelbrecht et al. (1974).

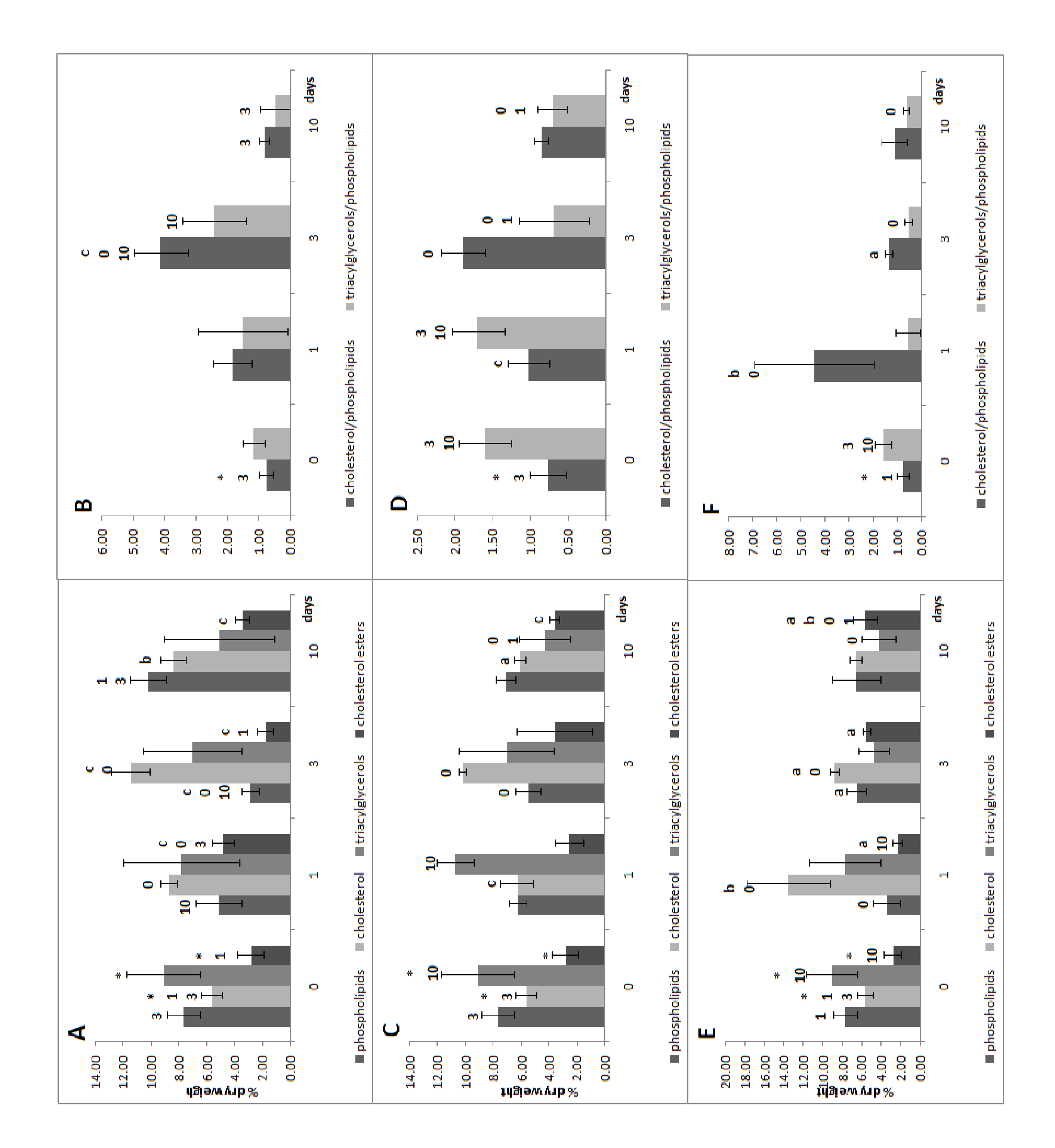
Статистический анализ проводили с помощью программы StatSoft Statistica v 7.0. Достоверность различий в содержании отдельных фракций общих липидов между контрольными группами мидий (без добавления нефти), находящихся при 25 и 15‰ солености, оценивали с помощью непараметрического критерия U Манна-Уитни. Влияние продолжительности воздействия и дозозависимый эффект нефти в условиях нормальной и пониженной солености морской воды на липидный состав гепатопанкреаса мидий изучали с помощью непараметрического критерия Краскела-Уоллиса и критерия Тюки (Tukey-HSD test). Различия считались достоверными при $P<0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сравнение контрольных групп мидий, акклимированных к нормальной (25‰) и пониженной (15‰) солености, показало, что липидный состав гепатопанкреаса исследуемых моллюсков определяется соленостью морской воды. Так, в гепатопанкреасе мидий, находящихся в морской воде с концентрацией солей, не отличающейся от природной морской воды (25‰), отмечалось более высокое содержание триацилглицеринов (Рис. 1 и 2). В тоже время липидный состав гепатопанкреаса моллюсков, акклимированных к пониженной солености 15‰, отличался высокими концентрациями холестерина и его эфиров, а также повышенным соотношением холестерин/фосфолипиды (ХС/ФЛ).

В условиях нормальной солености морской воды (25‰) при влиянии нефти в концентрации 0.05 и 0.25 мл/л на 3-и сутки эксперимента в гепатопанкреасе мидий отмечалось значительное снижение уровня фосфолипидов и рост концентрации холестерина, тогда как при влиянии 2.5 мл/л нефти подобный эффект обнаружен уже на 1-е сутки эксперимента (Рис. 1). На 10-е сутки при влиянии всех исследуемых концентраций нефти отмечалось восстановление исходного уровня фосфолипидов и холестерина, а также их соотношения. Кроме того, к концу эксперимента (на 10-е сутки) наблюдалось снижение уровня триацилглицеринов (при 0.25 и 2.5 мл/л нефти) и повышение содержания эфиров холестерина (при 2.5 мл/л нефти).

В условиях пониженной солености морской воды (15‰), аналогично отмеченному эффекту


A
B
C
D
E
F
% dry weight
days
phospholipids
cholesterol
triacylglycerols
cholesterol esters
cholesterol/phospholipids
triacylglycerols/phospholipids

при нормальной солености, в ответ на воздействие 0.05 и 0.25 мл/л концентрации нефти на 3-и сутки эксперимента в гепатопанкреасе мидий происходило повышение уровня холестерина и соотношения ХС/ФЛ. Одновременно с этим отмечалось снижение концентрации эфиров холестерина (Рис. 2). К концу эксперимента (на 10-е сутки) при влиянии всех исследуемых концентраций нефти (0.05, 0.25 и 2.5 мл/л) содержание холестерина и соотношение ХС/ФЛ возвращалось к исходным (контрольным) значениям. Необходимо отметить, что на 1-е сутки эксперимента в гепатопанкреасе мидий отмечался рост уровня триацилглицеринов (достоверно при влиянии 0.05 мл/л нефти) и последующее его снижение на 10-е сутки (достоверно при 0.25 мл/л нефти).

Как при нормальной, так и при пониженной солености морской воды ответная реакция на уровне липидного состава гепатопанкреаса мидий на действие различных концентраций нефти имела дозо-зависимый характер. При 25‰ солености на 1-е сутки эксперимента отмечалось повышенное содержание холестерина и низкий уровень его эфиров в гепатопанкреасе мидий, находившихся под воздействием максимальной концентрации нефти (2.5 мл/л), в отличие от моллюсков при 0.25 и 0.05 мл/л нефти, соответственно. На 3-и сутки воздействие 2.5 мл/л нефти привело к снижению содержания холестерина и росту уровня его эфиров и фосфолипидов по сравнению с моллюсками при 0.05 мл/л нефти. Подобный эффект отмечался в гепатопанкреасе мидий как при 15, так и при 25‰ солености морской воды. Более того, на 3-и сутки при 2.5 мл/л нефти в условиях 15‰ солености в гепатопанкреасе мидий отмечался пониженный уровень триацилглицеринов в отличие от моллюсков при 0.05 мл/л. На 10-е сутки моллюски, находящиеся при 0.05 мл/л нефти, отличались повышенным содержанием холестерина (при 15 и 25‰) и фосфолипидов (только при 15‰), тогда как в ответ на 2.5 мл/л нефти у мидий при 25‰ солености значительно превышал уровень эфиров холестерина по сравнению с моллюсками при 0.05 и 0.25 мл/л нефти.

ОБСУЖДЕНИЕ

Гепатопанкреас двустворчатых моллюсков играет важную роль во внутри- и внеклеточном пищеварении, а также в запасании питательных веществ, в том числе гликогена, липидов и белков, необходимых для развития гонад, для обеспечения репродуктивных и ростовых процессов (Bayne, 1976; Gabbot, 1983). Кроме того, в гепатопанкреасе моллюсков происходит накопление, детоксикация и выведение ксенобиотиков различной природы. Известно, что нефтяные углеводороды могут накапливаться в тканях морских животных, богатых липидами, и вызывать модификации на уровне их липидного состава (Capuzzo, Leavitt, 1988; McDowell et al., 1999; Nechev et al., 2002).

В настоящей работе было показано, что изменения липидного состава в гепатопанкреасе

Рис. 1. Изменение отдельных фракций общих липидов (% сухой массы) и соотношений холестерин/фосфолипиды и триацилглицерины/фосфолипиды в гепатопанкреасе мидий *Mytilus edulis* при влиянии различных концентраций нефтепродуктов (A, B – 0.05; C, D – 0.25; E, F – 2.5 мл/л) в условиях нормальной солености морской воды (25‰).

Fig. 1. Changes of some lipid classes'content (% dry weight) and cholesterol/phospholipids and triacylglycerols/phospholipids ratios in digestive glands of blue mussels *Mytilus edulis* in response to different oil products concentrations (A, B – 0.05; C, D – 0.25; E, F – 2.5 mL/L) effects under normal seawater salinity (25‰).

*Различия достоверны при сравнении контрольных групп мидий (без добавления нефти), акклимированных к различной солености – 25 и 15‰. Критерий U Манна-Уитни, P<0.05.

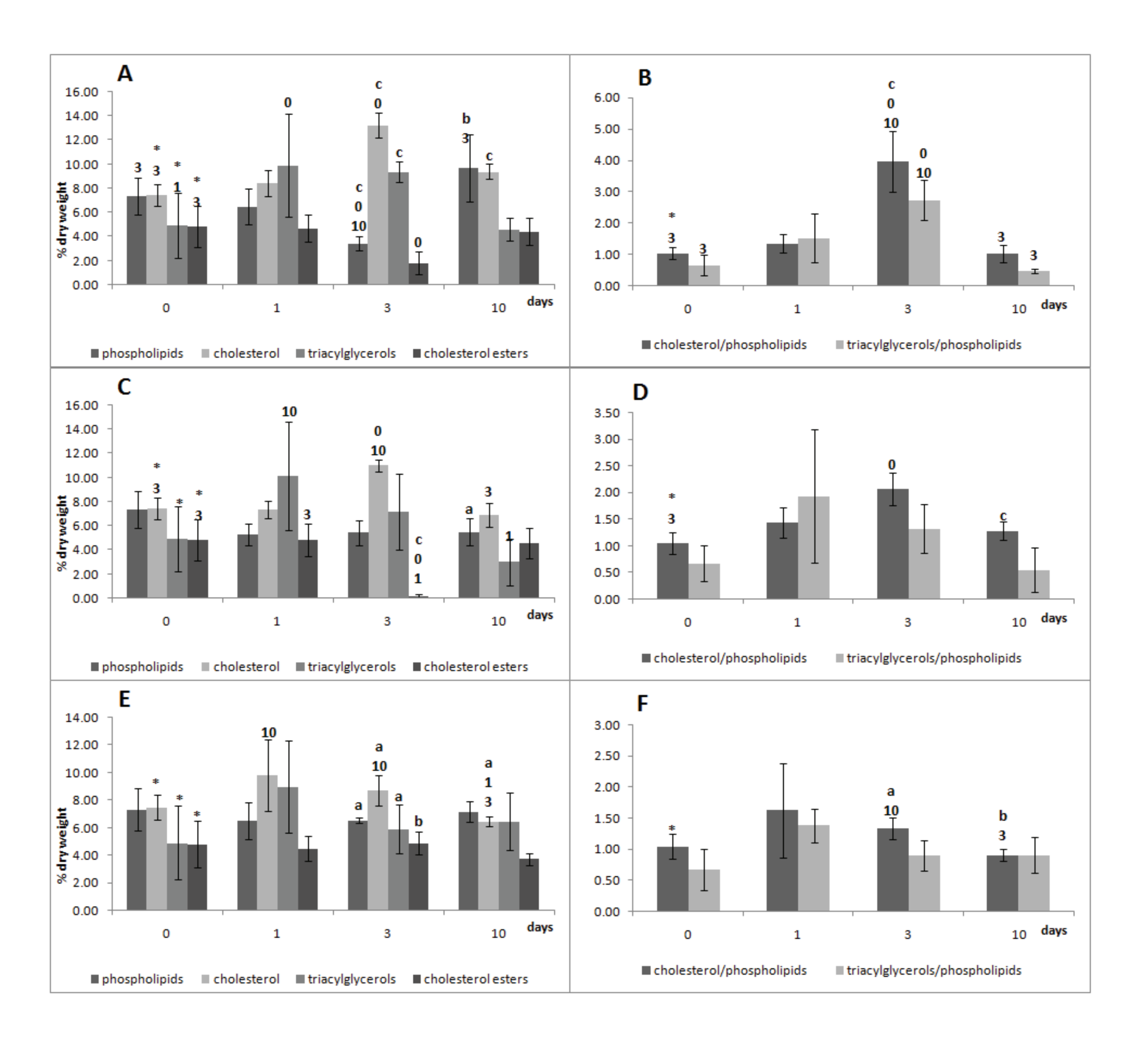
0, 1, 3, 10 – различия достоверны при сравнении реакции на уровне липидного состава на действие определенной концентрации нефтепродуктов в зависимости от продолжительности воздействия (0 – контроль, 1 – первые сутки, 3 – трое суток, 10 – десять суток). Критерий Краскела-Уоллиса, P<0.05.

a, b, c – различия достоверны при сравнении ответной реакции липидного состава в зависимости от концентрации нефтепродуктов в воде в течение одного временного промежутка (a – 0.05 мл/л; b – 0.25 мл/л; c – 2.5 мл/л). Критерий Краскела-Уоллиса, P<0.05.

*Significant differences between the control mussel groups (without oil products) acclimated to different seawater salinities (15 and 25‰) were determined by the Mann-Whitney U-test (P<0.05).

0, 1, 3, 10 – significant differences of lipid composition response to similar oil products concentration influences depending on the timing of the effect (0 – control, 1 – one day, 3 – three days, 10 – ten days) were estimated by Kruskal-Wallis test (P<0.05).

a, b, c – significant differences of lipid composition response depending on the oil products concentration in water during similar time period of the experiment (a – 0.05 mL/L; b – 0.25 mL/L; c – 2.5 mL/L) were determined Kruskal-Wallis test (P<0.05).


A
% dry weight
days
phospholipids
cholesterol
triacylglycerols
cholesterol esters
B
cholesterol/phospholipids
triacylglycerols/phospholipids
C
D
E
F

мидий определяются соленостью морской воды, а также концентрацией нефти и продолжительностью ее воздействия. Обнаружено, что липидный спектр гепатопанкреаса мидий, акклимированных к 15 и 25‰ солености, значительно различается. Данные о пониженном уровне триацилглицеринов в гепатопанкреасе мидий, акклимированных к 15‰ солености морской воды, подтверждают высказанное ранее предположение (Fokina et al., 2014) о высоких энергетических затратах, связанных с акклимацией моллюсков к низкой солености. Известно, что при понижении солености от 25 до 14‰ подавляется функциональная активность *Mytilus edulis* (Berger, 2005), а устойчивость моллюсков к воздействию пониженной солености обеспечивается поддержанием клеточного объема посредством использования органических и неорганических осмолитов (Pierce, 1982; Pagliarani et al., 2006; Lysenko et al., 2012). Более того, повышенный уровень холестерина и соотношение ХС/ФЛ в гепатопанкреасе мидий, акклимированных к 15‰ солености, способствует, вероятно, стабилизации биологических мембран, их низкой проницаемости, что также повышает устойчивость моллюсков в новых условиях среды.

Повышенное соотношение ХС/ФЛ (за счет снижения уровня фосфолипидов и роста концентрации холестерина) в гепатопанкреасе мидий на 1-е и 3-и сутки эксперимента при воздействии всех исследуемых концентраций нефти в условиях 25‰ солености и при влиянии 0.05 и 0.25 мл/л в условиях пониженной солености (15‰) свидетельствует, вероятно, о снижении проницаемости клеточных мембран. Необходимо отметить, что в жабрах мидий, акклимированных к нормальной солености, преимущественно наблюдалось обратное явление (снижение соотношения ХС/ФЛ, главным образом за счет повышения уровня фосфолипидов), тогда как при 15‰ солености у моллюсков отмечалось повышение концентрации холестерина на протяжении всего эксперимента (Fokina et al., 2014). Повышенная проницаемость мембран жабр, вероятно, способствует активному накоплению и выведению из них нефтяных углеводородов, тогда как высокое содержание холестерина в клеточных мембранах гепатопанкреаса обеспечивает низкую их проницаемость на 1-е и 3-и сутки эксперимента. По-видимому, снижение концентрации нефтепродуктов в морской воде в ходе эксперимента (Lysenko et al., 2015) способствовало восстановлению исходных значений соотношения ХС/ФЛ в мембранах гепатопанкреаса мидий к концу эксперимента.

Снижение уровня триацилглицеринов в гепатопанкреасе мидий к концу эксперимента свидетельствует не только о сравнительно высоких энергетических затратах на процесс акклимации моллюсков к нефтяному загрязнению (в условиях нормальной солености морской воды), а также на мобилизацию пула триацилглицеринов для синтеза фосфолипидов, необходимых для восстановления проницаемости клеточных мембран. Следует отметить, что значительный рост концентрации триацилглицеринов и фосфолипидов

Рис. 2. Изменение отдельных фракций общих липидов (% сухой массы) и соотношений холестерин/фосфолипиды и триацилглицерины/фосфолипиды в гепатопанкреасе мидий *Mytilus edulis* при влиянии различных концентраций нефтепродуктов (A, B – 0.05; C, D – 0.25; E, F – 2.5 мл/л) в условиях пониженной солености морской воды (15‰).

Fig. 2. Changes of some lipid classes'content (% dry weight) and cholesterol/phospholipids and triacylglycerols/phospholipids ratios in digestive glands of blue mussels *Mytilus edulis* in response to different oil products concentrations (A, B – 0.05; C, D – 0.25; E, F – 2.5 mL/L) effects under low seawater salinity (15‰).

*Различия достоверны при сравнении контрольных групп мидий (без добавления нефти), акклимированных к различной солености – 25 и 15‰. Критерий U Манна-Уитни, P<0.05.

0, 1, 3, 10 – различия достоверны при сравнении реакции на уровне липидного состава на действие определенной концентрации нефтепродуктов в зависимости от продолжительности воздействия (0 – контроль, 1 – первые сутки, 3 – трое суток, 10 – десять суток). Критерий Краскела-Уоллиса, P<0.05.

a, b, c – различия достоверны при сравнении ответной реакции липидного состава в зависимости от концентрации нефтепродуктов в воде в течение одного временного промежутка (a – 0.05 мл/л; b – 0.25 мл/л; c – 2.5 мл/л). Критерий Краскела-Уоллиса, P<0.05.

*Significant differences between the control mussel groups (without oil products) acclimated to different seawater salinities (15 and 25‰) were determined by the Mann-Whitney U-test (P<0.05).

0, 1, 3, 10 – significant differences of lipid composition response to similar oil products concentration influences depending on the timing of the effect (0 – control, 1 – one day, 3 – three days, 10 – ten days) were estimated by Kruskal-Wallis test (P<0.05).

a, b, c – significant differences of lipid composition response depending on the oil products concentration in water during similar time period of the experiment (a – 0.05 mL/L; b – 0.25 mL/L; c – 2.5 mL/L) were determined Kruskal-Wallis test (P<0.05).

в жабрах мидий к концу эксперимента, вероятно, указывает на активацию процессов детоксикациии и выведения ксенобиотиков из организма (Fokina et al., 2014).

Существенные различия в ответной реакции гепатопанкреаса мидий на уровне исследуемых липидов обнаружены на 3-и сутки воздействия 0.05 и 2.5 мл/л нефти (Рис. 1 и 2). При влиянии максимальной концентрации нефти (2.5 мл/л) в условиях как нормальной, так и пониженной солености морской воды отмечались схожие модификации липидного состава: повышенное содержание фосфолипидов на фоне сниженного уровня холестерина. При этом заметно повышен уровень эфиров холестерина и снижены концентрации триацилглицеринов (только при 15‰), указывающие на выведение избытка холестерина путем его этерификации, а также на использование запасных липидов (триацилглицеринов) в синтезе фосфолипидов.

Необходимо отметить, что для мидий, обитающих в условиях хронического действия пониженной солености морской воды (9.7–16.0‰), а также периодических разливов нефти на литорали о. Олений в Кандалакшском заливе Белого моря (где, например, в 2011г. году было зафиксировано содержание нефтепродуктов в морской воде в количестве 0.76 мг/л), характерно повышенное содержание запасных липидов в жабрах и гепатопанкреасе (Fokina et al., 2014; Fokina et al., 2016). Вероятно, такое перераспределение мембранных и запасных липидов в исследуемых органах литоральных мидий свидетельствует о неблагоприятном воздействии факторов среды обитания.

Таким образом, исследование совместного воздействия нефти и пониженной солености морской воды на беломорских моллюсках *Mytilus edulis* показало, что характер ответной реакции липидного состава гепатопанкреаса практически не зависит от окружающей солености и определяется главным образом продолжительностью воздействия нефти и ее концентрацией в воде. Значительное повышение соотношения ХС/ФЛ (преимущественно за счет модификаций на уровне холестерина и его эфиров) в гепатопанкреасе мидий, отмеченное на 3-и сутки эксперимента, и последующее восстановление его исходного уровня свидетельствует, вероятно, о развитии компенсаторных защитных механизмов, обеспечивающих низкую проницаемость клеточных мембран гепатопанкреаса. Необходимо отметить, что при влиянии наибольшей концентрации нефти (2.5 мл/л), используемой в настоящем эксперименте, в условиях нормальной солености морской воды подобная реакция отмечалась уже на первые сутки. В тоже время в жабрах, как было показано ранее (Fokina et al., 2014), характер модификаций липидного состава в ответ на действие нефти в различных концентрациях в большей степени определялся соленостью морской воды и свидетельствовал о накоплении нефтепродуктов в клетках жабр. Таким образом, было показано, что ведущим фактором, способствующим развитию компенсаторных модификаций спектра липидов гепатопанкреаса мидий *Mytilus edulis*, является воздействие нефти, преимущественно в высоких концентрациях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность руководству и сотрудникам Беломорской биологической станции «Картеш» ЗИН РАН за предоставленную возможность проводить исследования и за помощь в постановке экспериментов.

Результаты данного исследования получены с использованием ЦКП научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

Финансовое обеспечение исследования осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № 0221-2014-0003 и программы Президиума РАН № 21 «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга», проект № 0221-2015-0003.

ЛИТЕРАТУРА

Bakhmet I.N., Berger V.Ja. and Khalaman V.V. 2005. The effect of salinity change on the heart rate of *Mytilus edulis* specimens from different ecological zones. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* **318**(2): 121–126.

Baussant T., Bechmann R.K., Taban I.C., Larsen B.K., Tandberg A.H., Bjørnstad A., Torgrimsen S., Naevdal A., Øysaed K.B., Jonsson G. and Sanni S. 2009. Enzymatic and cellular responses in relation to body burden of PAHs in bivalve molluscs: a case study with chronic levels of North Sea and Barents Sea dispersed oil. *Marine Pollution Bulletin,* **58**(12): 1796–807.

Baussant T., Ortiz-Zarragoitia M., Cajaraville M.P., Bechmann R.K., Taban I.C. and Sanni, S. 2011. Effects of chronic exposure to dispersed oil on selected

reproductive processes in adult blue mussels (*Mytilus edulis*) and the consequences for the early life stages of their larvae. *Marine Pollution Bulletin,* **62**(7): 1437–45.

Bayne B.L. 1976. Marine mussels, their ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge, 411 p.

Berger V.Ja. and Kharazova A.D. 1997. Mechanisms of salinity adaptations in marine molluscs. *Hydrobiologia,* **355**: 115–126.

Berger V.Ja. 2005. On the minimal terms of triggering the processes of phenotypic adaptation. *Doklady Biological Sciences,* **400**(1): 57–60.

Bussell J.A., Gidman E.A., Causton D.R., Gwynn-Jones D., Malham S.K., Jones M.L.M., Reynolds B. and Seed R. 2008. Changes in the immune response and metabolic fingerprint of the mussel, *Mytilus edulis* (Linnaeus) in response to lowered salinity and physical stress. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* **358**(1): 78–85.

Capuzzo J.M. and Leavitt D.F. 1988. Lipid composition of the digestive glands of *Mytilus edulis* and *Carcinus maenas* in response to pollutant gradients. *Marine Ecology Progress Series,* **46**: 139–145.

Dzogbefia V.P., Kling D. and Gamble W. 1978. Polychlorinated biphenyls *in vivo* and *in vitro* modifications of phospholipid and glyceride biosynthesis. *Journal of Environmental Pathology and Toxicology,* **1**: 841–856.

Engelbrecht F.M., Mari F. and Anderson J.T. 1974. Cholesterol determination in serum. A rapid direction method. *South African Medical Journal,* **48**(7): 250–256.

Fokina N.N., Nefedova Z.A., Nemova N.N., Ruokolainen T.R. and Bakhmet I.N. 2013. Effects of various salinity on the White Sea blue mussels *Mytilus edulis* lipid composition. *Proceedings ZIN,* **317**: 55–63. [In Russian].

Fokina N.N., Bakhmet I.N., Shklyarevich G.A. and Nemova N.N. 2014. Effect of seawater desalination and oil pollution on the lipid composition of blue mussels *Mytilus edulis* L. from the White Sea. *Ecotoxicology and environmental safety,* **110**: 103–109.

Fokina N.N., Shklyarevich G.A., Ruokolainen T.R. and Nemova N.N. 2016. Effect of low salinity on intertidal blue mussels, *Mytilus edulis* L., from the White Sea: lipids and their fatty acid composition as a biochemical marker. In: M. Snyder (ed). Aquatic Ecosystems: Influences, Interactions and Impact on the Environment. Nova Science Publishers Inc, New York: 87–124.

Folch J., Lees M. and Sloan-Stanley G.H. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle). *The Journal of Biological Chemistry,* **226:** 497–509.

Gabbott P.A. 1983. Developmental and seasonal metabolic activities in marine mollusks. In: K.M. Wilbur (ed). The Mollusca.Vol.2. Environmental Biochemistry and Physiology. Academic Press, New York: 165–217.

Gagnaire B., Frouin H., Moreau K., Thomas-Guyon H. and Renault T. 2006. Effects of temperature and salinity on haemocyte activities of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Fish & shellfish immunology,* **20**(4): 536–547.

Hannam M.L., Bamber S.D., Moody A.J., Galloway T.S. and Jones M.B. 2010. Immunotoxicity and oxidative stress in the Arctic scallop *Chlamys islandica*: effects of acute oil exposure. *Ecotoxicology and Environmental Safety,* **73**(6): 1440–8.

Kato N., Kawai K. and Yoshida A. 1982. Effects of dietary polychlorinated biphenils and protein level on liver and serum lipid metabolism of rats. *Agricultural and Biological Chemistry,* **46**: 703–708.

Lavado R., Janer G. and Porte C. 2006. Steroid levels and steroid metabolism in the mussel *Mytilus edulis*: the modulating effect of dispersed crude oil and alkylphenols. *Aquatic Toxicology,* **78**(1): S65–72.

Lehtonen K.K., Leiniö S., Schneider R. and Leivuori M. 2006. Biomarkers of pollution effects in the bivalves *Mytilus edulis* and *Macoma balthica* collected from the southern coast of Finland (Baltic Sea). *Marine Ecology Progress Series,* **322:** 155–168.

Lima I., Moreira S.M., Osten J.R., Soares A.M. and Guilhermino L. 2007. Biochemical responses of the marine mussel *Mytilus galloprovincialis* to petrochemical environmental contamination along the North-western coast of Portugal. *Chemosphere,* **66**(7): 1230–42.

Lysenko L., Sukhovskaya I., Borvinskaya E., Krupnova M., Kantserova N. and Nemova N. 2015. Detoxification and protein quality control markers in the mussel *Mytilus edulis* (Linnaeus) exposed to crude oil: Salinity-induced modulation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* **167:** 220–227.

Lysenko L.A., Kantserova N.P., Käiväräinen E.I., Krupnova M.Ju. and Nemova N.N. 2012. Osmotic balance in marine organisms: adaptation through protein degradation. *Comparative Biochemistry and Physiology – Part A: Molecular and Integrative Physiology,* **163**: S29–S30.

McDowell J.E., Lancaster B.A., Leavitt D.F., Rantamaki P. and Ripley B. 1999. The effect of lipophilic organic contaminants on reproductive physiology and disease processes in marine bivalve molluscs. *Limnology and Oceanography, Special Issue – Multiple Stressors in Aquatic Environment,* **44:** 903–909.

Nechev J.T., Khotimchenko S.V., Ivanova A.P., Stefanov K.L., Dimitrova-Konaklieva S.D., Andreev S. and Popov S.S. 2002. Effect of diesel fuel pollution on the lipid composition of some wide-spread Black Sea algae and invertebrates. *Zeitschrift für Naturforschung C,* **57**(3–4): 339–43.

Nemova N.N., Fokina N.N., Nefedova Z.A., Ruokolainen T.R. and Bakhmet I.N. 2013. Modifications of gill lipid composition in littoral and cultured blue mussels

Mytilus edulis L. under the influence of ambient salinity. *Polar Record,* **49**(03): 272–277.

Pagliarani A., Bandiera P., Ventrella V., Trombetti F., Pirini M. and Borgatti A.R. 2006. Response to alkyltins of two Na+–dependent ATPase activities in *Tapes philippinarum* and *Mytilus galloprovincialis*. *Toxicology in vitro,* **20**: 1145–1153.

Pierce S.K. 1982. Invertebrate cell volume control mechanisms: a coordinated use of intracellular amino acids and inorganic ions as osmotic solute. *The Biological Bulletin,* **163**(3): 405–419.

Sidorov V.S., Lizenko E.I., Bolgova O.M. and Nefedova Z.A. 1972. Lipids of fishes. 1. Metods of analisis. In: Lososevye (Salmonidae) Karelii. Vyp.1. Jekologija. Parazitofauna. Biohimija. KFAN SSSR, Petrozavodsk: 150–163. [In Russian].

Tedengren M., Arner M. and Kautsky N. 1988. Ecophysiology and stress response of marine and brackish water *Gammarus* species Crustacea, Amphipoda to changes in salinity and exposure to cadmium and diesel oil. *Marine Ecology Progress Series,* **47**(2): 107–116.

Tedengren M. and Kautsky N. 1986. Comparative study of the physiology and its probable effect on size in blue mussels (*Mytilus edulis* L.) from the North Sea and the northern Baltic proper. *Ophelia,* **25**(3): 147–155.

Представлена 15 января 2016; принята 30 июня 2016.